云 南 植 物 研 究 2000，22（4）：451～455
Acta Botanica Yunnanica

# 荞麦胚和胚乳的发育及贮藏营养物质的积累

高新起[1]，席湘媛[2*]
（1 曲阜师范大学生物系，山东 曲阜 273165；2 山东农业大学生命科学学院，山东 泰安，271018）

**摘要**：荞麦原胚期，胚乳为游离核期。球形胚晚期，胚乳开始细胞化。心形胚期，胚囊中部形成一层“开放细胞”。鱼雷形胚期，胚囊中部有 5～7 层胚乳细胞。子叶弯曲胚期，胚乳全部形成胚乳细胞，具传递细胞特征的合点胚乳吸器形成。胚乳细胞的初始垂周壁来自于自由生长壁和胞质分裂形成的细胞板；初始平周壁由自由生长垂周壁分支相接形成，及有丝分裂的细胞板形成。开花后 9 d，胚乳细胞积累淀粉，比胚细胞积累早 6 d。开花后 15 d，胚乳最外层细胞积累蛋白质，而子叶细胞在开花后 20 d 积累蛋白质。开花后 25 d，子叶细胞中充满蛋白质体，而胚乳仅最外层细胞含很多的蛋白质体形成糊粉层。

**关键词**：荞麦；胚和胚乳的发育；贮藏营养物质的积累；塑料切片及组织化学技术
**中图分类号**：Q 945　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253－2700(2000)04－0451－07

# The Development of Embryo and Endosperm and the Accumulation of Storage Reserves in *Fagopyrum esculentum*

GAO Xin－Qi[1]，XI Xiang－Yuan[2*]
(1 *Department of biology*，*Qufu Normal University*，Shandong 273165，China；
2 *College of Life Sciences*，*Shandong Agriculture University*，Shandong 271018，China)

**Abstract**：When the embryo is proembryo in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench.)，the endosperm is free nuclear. When the embryo is at late globular stage，the endosperm starts to cellularize. When the embryo is heart shaped，the “open cells” of the endosperm are formed in the middle part of the embryo sac. At the stage of torpedo shaped embryo，many layers of endosperm cells in the middle part of embryo sac can be observed. The embryo is at cotyledon－curved stage and the chalazal endosperm haustorium，a transfer cell，is formed. The initial anticlinal walls of endosperm come from the freely growing wall and from the cell plates. The initial periclinal walls are formed by the meeting of branches of the freely growing walls and the cell plates. By 9 DAA，the endosperm cells accumulate starch 6 days earlier than embryo cells. The outer layer endosperm cells deposite protein on 15 DAA，but cotyledon cells on 20 DAA. 25 DAA the cotyledon cells are filled with protein bodies，only the outer layer of endosperm contains many protein bodies and becomes an aleurone layer.

**Key words**：*Fagopyrum esculentum*；Development of embryo and endosperm；Accumulation of storage reserves，Plastic sectioning and histochemistry technique

* **通讯联系人**，author for correspondence
**收稿日期**：1999－12－21，2000－03－08 **接受发表**

荞麦系一粮食兼饲料、绿肥和蜜源作物，也是很好的食用性药用植物，在防治高血压、糖尿病等方面有较好的疗效。关于荞麦的生殖生物学其雌配子体和胚的发育有过研究（Mahony，1933，1936）。本研究对荞麦胚和胚乳的发育以及贮藏营养物质的积累进行了观察，现报道如下。

## 1 材料和方法

研究材料荞麦（*Fagopyrum esculentum* Moench.）种植于山东农业大学校园内。自开花当天始，挂牌标记，定期取样。用3∶1（95%乙醇∶冰醋酸）固定子房、胚珠或果实。石蜡切片按常规方法制片，切片厚度8～10 μm，PAS染色和铁矾苏木精染色。半薄切片材料经乙醇系列脱水，JB－4或Epon812塑料包埋，在Reichert切片机上用玻璃刀切片，厚度2～3 μm，TBO（pH 4.0或9.0）单染或PAS－TBO双染。PAS反应鉴定多糖，苯胺蓝黑或考马斯亮蓝鉴定蛋白质。切片均在Olympus BH－2显微镜下观察并照相。

## 2 观察结果

### 2.1 胚的发育及贮藏营养物质的积累

荞麦成熟子房含1个具两层珠被的直生胚珠（图版Ⅰ：1）。成熟胚囊含1个卵细胞，两个助细胞，1个中央细胞。3个反足细胞退化。中央细胞的两个极核在受精前融合成1个次生核，有核仁液泡（图版Ⅰ：2）合点方向的珠心有承珠盘组织（图版Ⅰ：3）。

开花当天见到合子，合子细胞核大，周围分布有较多的淀粉粒（图版Ⅰ：4）。开花后1 d，具一基细胞和一顶细胞的原胚形成，顶细胞核的周围有淀粉粒（图版Ⅰ：5）。基细胞横裂一次形成三细胞原胚（图版Ⅰ：6）。开花后2 d，顶细胞纵裂形成四细胞原胚（图版Ⅰ：7）。开花后3～4 d，为多细胞原胚期（图版Ⅰ：8）。开花后5～6 d为球形胚期（图版Ⅰ：9）。开花后7～8 d为心形胚期（图版Ⅰ：10，11）。

开花后9 d为鱼雷形胚期（图版Ⅰ：12）。开花后10～20 d为子叶弯曲胚期（图版Ⅰ：13，14）。子叶弯曲胚后期横切面上可观察到呈“S”形的子叶（图版Ⅰ：15）。开花后25 d，胚发育成熟。荞麦胚的发育属柳叶菜型。

开花后15 d，胚内开始积累淀粉粒。子叶的薄壁细胞积累淀粉粒多；胚根的皮层细胞含淀粉粒较丰富，而维管柱细胞几乎不含淀粉粒（图版Ⅱ：16）。开花后20 d，子叶细胞中出现若干大小不等的液泡，蛋白质沿液泡膜内边缘积累。此时子叶细胞仍含有较多的淀粉粒（图版Ⅱ：17）。开花后25 d，子叶细胞中的液泡已被蛋白质充满而形成蛋白质体。内层细胞的蛋白质体体积大，有1至数个不染色的球形区域，可能是植酸钙镁球状体。此时细胞中含很少的淀粉粒（图版Ⅱ：18）。

### 2.2 胚乳发育、胚乳吸器及贮藏营养物质的积累

胚乳发育属核型。开花后1～5 d，为游离核胚乳期（图版Ⅰ：7、8、9）。开花后7 d，心形胚周围已形成胚乳细胞，中央细胞中部已形成一层无内切向壁的胚乳“开放细胞”（图版Ⅰ：10）；合点端的胚乳仍为游离核状态（图版Ⅱ：23）。开花后8～9 d，胚囊中部周边形成5～7层胚乳细胞（图版Ⅰ：11、12）。开花后15 d，除合点端的胚乳吸器外，其它部位已全部形成胚乳细胞（图版Ⅱ：24）。以后，胚乳组织发展至合点端而宿存。

胚乳细胞化时，胚乳细胞的初始垂周壁可来自于由中央细胞壁内突形成的自由生长壁（图版Ⅱ：19）。自由生长壁可向两侧形成分支，相接后形成初始平周壁（图版Ⅱ：19、20）。初始垂周壁也来自于有丝分裂形成的细胞板（图版Ⅱ：21）。初始平周壁可由胚乳核平周分裂产生的细胞板形成，此时初始垂周壁尚未形成（图版Ⅱ：22）。

心形胚早期合点端的游离核胚乳的细胞质变浓，细胞核大而多（图版Ⅱ：23）。子叶弯曲胚早期合点吸器形成，其中央为 1 个大液泡，周围是含游离核的细胞质（图版Ⅱ：24），周壁上有交织成网状的壁内突（图版Ⅱ：25），因此吸器是 1 个多核的传递细胞。与胚乳吸器相接的 1～2 层胚乳本体细胞亦有壁内突（图版Ⅱ：26）。胚乳吸器在子叶弯曲胚晚期开始解体，最后退化。

开花后 9 d，胚乳细胞开始积累淀粉粒，但胚乳最外层细胞未见积累（图版Ⅱ：27）。开花后 12 d，最外一层胚乳细胞积累少量淀粉粒，内层细胞淀粉粒含量增加（图版Ⅱ：28）。开花后 15 d，最外一层胚乳细胞积累蛋白质（图版Ⅱ：29）。到种子成熟时，最外层胚乳细胞产生较多的蛋白质体，变成糊粉层，内部各层细胞不含蛋白质，只含丰富的淀粉粒。

### 2.3 胚、胚乳和胚乳吸器发育的相关性

胚、胚乳和胚乳吸器发育上的相关性列于表 1。原胚期胚乳为游离核阶段。球形胚晚期胚乳开始细胞化。子叶弯曲胚晚期，胚乳除合点端外已全部形成胚乳细胞。子叶弯曲胚早期，合点胚乳吸器形成。胚发育成熟时，胚乳吸器完全退化。

## 3 讨论

关于核型胚乳初始垂周壁的产生，多数观察认为来源于中央细胞壁内突形成的自由生长壁（Morrison 等，1976；Bhandri 等，1977；邢树平等，1995）；另一些观察则认为来自于有丝分裂形成的细胞板（Fineran 等，1982；Chitralekha 等，1992；邢树平等，1995），但这只限于解释姊妹核之间垂周壁的来源，不能说明非姊妹游离核间垂周壁的发生。席湘媛（1987）在大葱中发现胚乳细胞的初始垂周壁来自于细胞板，但未观察到成膜体。最近 Brown 等（1994，1996）用免疫荧光及共焦扫描镜等新技术对大麦及其它禾谷类作物的胚乳细胞形成过程进行了研究，并有新的观点，认为初始垂周壁来源于两相邻游离核间相对的核周辐射微管交接处，并称这个壁就是过去文献上所称谓的自由生长壁。本研究发现荞麦胚乳细胞的初始垂周壁可来自中央细胞壁内突形成的自由生长壁。也由有丝分裂产生的细胞板形成。

胚乳细胞的初始平周壁来源有两种：一是相邻自由生长垂周壁向两侧生长形成的分支相接形成（Dute 等，1992；邢树平等，1995）；另一种是来自于有丝分裂的细胞板（Fineran 等，1982；席湘媛，1987；Brown 等，1994，1996；邢树平等，1995；席湘媛等，1997）。荞麦胚乳的细胞化，以上两种情况均被观察到。奇特的是，由有丝分裂形成的平周细胞板早于初始垂周壁的形成。

胚乳吸器一般活动到心形胚期，此后功能下降，逐渐解体（胡适宜，1982）。桔梗的胚乳吸器寿命可延续至鱼雷胚期（韩淼等，1997）。荞麦的胚乳吸器最活跃的时期是子叶弯曲胚初期。研究显示胚乳吸器在胚和胚乳发育期间保持旺盛的代谢活动，有的有细胞壁

**内突，可吸收周围母体组织的营养转运到胚和胚乳中供胚和胚乳发育（胡适宜，1982；韩淼等，1997）。荞麦的胚乳吸器与珠心组织相邻的壁上有发达的壁内突，细胞核大，细胞质浓，是一个传递型细胞，显示胚乳吸器在吸收合点端珠心组织解体的营养物质方面可能起重要作用。与胚乳吸器相邻的胚乳本体细胞壁上有发达的壁内突，这种胚乳传递细胞在菘蓝合点端胚乳中亦曾观察到（席湘媛，1993）。胚乳本体的传递细胞有利于从胚乳吸器中吸收营养物质。**

**表 1 荞麦胚、胚乳和胚乳吸器发育的相关性**

Table 1 Relationship of embryo, endosperm and endosperm haustorium development in buckwheat

<table>
<tr><th>开花后天数</th><th colspan="2">胚的发育时期<br>stages of embryo development</th><th>胚乳的发育时期<br>stages of endosperm development</th><th>胚乳吸器的发育时期<br>stages of endosperm haustorium development</th></tr>
<tr><td>1～6</td><td colspan="2">原胚期<br>proembryo</td><td>游离核胚乳，球形胚后期胚周围胚乳开始细胞化，<br>free nuclear endosperm which start to form cell around embryo at the late stage of globular shaped embryo</td><td>胚囊合点端仅有少数胚乳游离核<br>a few free endosperm nuclei at the chalazal end of embryo sac</td></tr>
<tr><td>7</td><td colspan="2">心形胚早期<br>early stage of heart shaped embryo</td><td>胚周围胚乳完成细胞化，胚囊中部开始形成开放细胞<br>endosperm is cellular around embryo and “open cells” in the middle part of embryo sac</td><td rowspan="3">胚囊合点端游离核胚乳的细胞质浓，细胞核大，数量很多<br>thick cytoplasm and many big free endosperm nuclei at the chalazal end of embryo sac</td></tr>
<tr><td>8</td><td colspan="2">心形胚晚期<br>late stage of heart shaped embryo</td><td rowspan="2">胚囊中部形成 5～7 层胚乳细胞，最内层为开放细胞。胚周围胚乳开始解体<br>5～7 layers endosperm cells have formed in the middle part, endosperm began to degenerate</td></tr>
<tr><td>9</td><td colspan="2">鱼雷形胚<br>torpedo embryo</td></tr>
<tr><td rowspan="2">10～20</td><td rowspan="2">子叶弯曲胚<br>cotyledon curved embryo</td><td>早期<br>early stage</td><td>胚乳向合点端方向细胞化<br>endosperm cellularization toward the chalazal end of embryo sac</td><td>胚乳吸器形成<br>endosperm haustorium is formed</td></tr>
<tr><td>晚期<br>late stage</td><td>除合点端外胚囊其它部位胚乳完成细胞化<br>endosperm is cells in the embryo sac expect for the chalazal end</td><td>胚乳吸器开始解体<br>endosperm haustorium began to degenerate</td></tr>
<tr><td>25</td><td colspan="2">胚发育成熟<br>mature embryo</td><td>胚乳生长至合点端<br>endosperm come to the chalazal end of embryo sac</td><td>胚乳吸器退化<br>endosperm haustorium disappeared</td></tr>
</table>

## 〔参 考 文 献〕

邢树平，席湘媛，1995．花生胚乳细胞化的超微结构观察〔J〕．云南植物研究，**17**（4）：433～438

胡适宜，1982．被子植物胚胎学〔M〕．北京，高等教育出版社．

席湘媛，1987．大葱胚和胚乳的发育〔J〕．植物学报，**29**：459～464

席湘媛，1993．菘蓝胚和胚乳的发育及营养物质的组织化学〔J〕．植物学报，**35**（1）：35～43

席湘媛，叶宝兴，1997．大麦胚和胚乳发育的相关性及贮藏营养物质的积累〔J〕．植物学报，**39**（10）：905～913

韩淼，田国伟，申家恒，1997．桔梗胚乳吸器结构研究〔J〕．西北植物学报，**17**（2）：147～151

Bhanari N N, Bhargava M, Chitralekha P, 1986. Cellalarization of the free nuclear endosperm of *Pava somnferrum*〔J〕. *Phytomorphology*, **36**: 357～366

Brown R C，Lemmon B E，Olsen O A，1994. Endosperm development in barley：Microtubule involvement in the morphogenetic pathway 〔J〕. *Plant Cell*，**6**：1241～1252

Brown R C，Lemmon B E，Olsen O A，1996. Polarization predicts the pattern of cellularization in cereal endosperm 〔J〕. *Protoplasma*，**192**：168～177

Chitralekha P，Bhandari N N，1992. Cellularization of endosperm in *Asphodlus tenulius CAV* 〔J〕. *Phytomorphology*，**42**：185～193

Dute R R，Peterson C M，1992. Early endosperm development in ovules of soybean *Glycine max* 〔J〕. *Ann Bot*，**69**：263～271

Fineran B A，Wild D J C，Ingerfeld M，1982. Intial wall formation in the endosperm of wheat *Triticum aestivum* a re－evaluation 〔J〕. *Can J Bot*，**60**：1776～1795

Mahony K L，1933. Morphological and cytological studies on *Fagopyrum esculentum* 〔J〕. *Amer J Bot*，**22**：460～473

Mahony K L，1936. Morphological and cytological studies on *Fagopyrum esculentum* II embryogeny 〔J〕. *Amer J Bot*，**23**：129～133

Morrison I N，O'Brien J P，1976. Cytokinesis in the developing wheat grain：division with and without a phragmoplast 〔J〕. *Plant*，**130**：57～67

## 图版说明

AG **糊粉粒**；CCW **中央细胞壁**；COT **子叶**；E **卵细胞**；EN **胚乳**；ES **胚囊**；FA **丝状器**；FN **胚乳游离核**；N **细胞核**；NU **珠心**；OV **子房**；PB **蛋白质体**；R **胚根**；SG **淀粉粒**；SN **次生核**；V **液泡**；WI **壁内突。**

**图版Ⅰ：除** 13、15 **为子房横切片外，其余为子房纵切片**. 1. **成熟子房** . ×120；2. **成熟胚囊珠孔端，示卵器和次生核** . ×606；3. **成熟胚囊合点端，示承珠盘（*）** . ×210；4. **合子** . ×450；5. **二细胞原胚** . ×660；6. **三细胞原胚** . ×710；7. **四细胞原胚** . ×606；8. **多细胞原胚** . ×320；9. **球形胚** . ×150；10. **心形胚早期，胚周围的胚乳细胞，中央细胞中部的"开放细胞"** . ×170；11. **心形胚晚期** . ×138；12. **鱼雷形胚期** . ×135；13. **子叶弯曲胚早期** . ×68；14. **子叶弯曲胚中期** . ×21；15. **子叶弯曲胚晚期** . ×71.

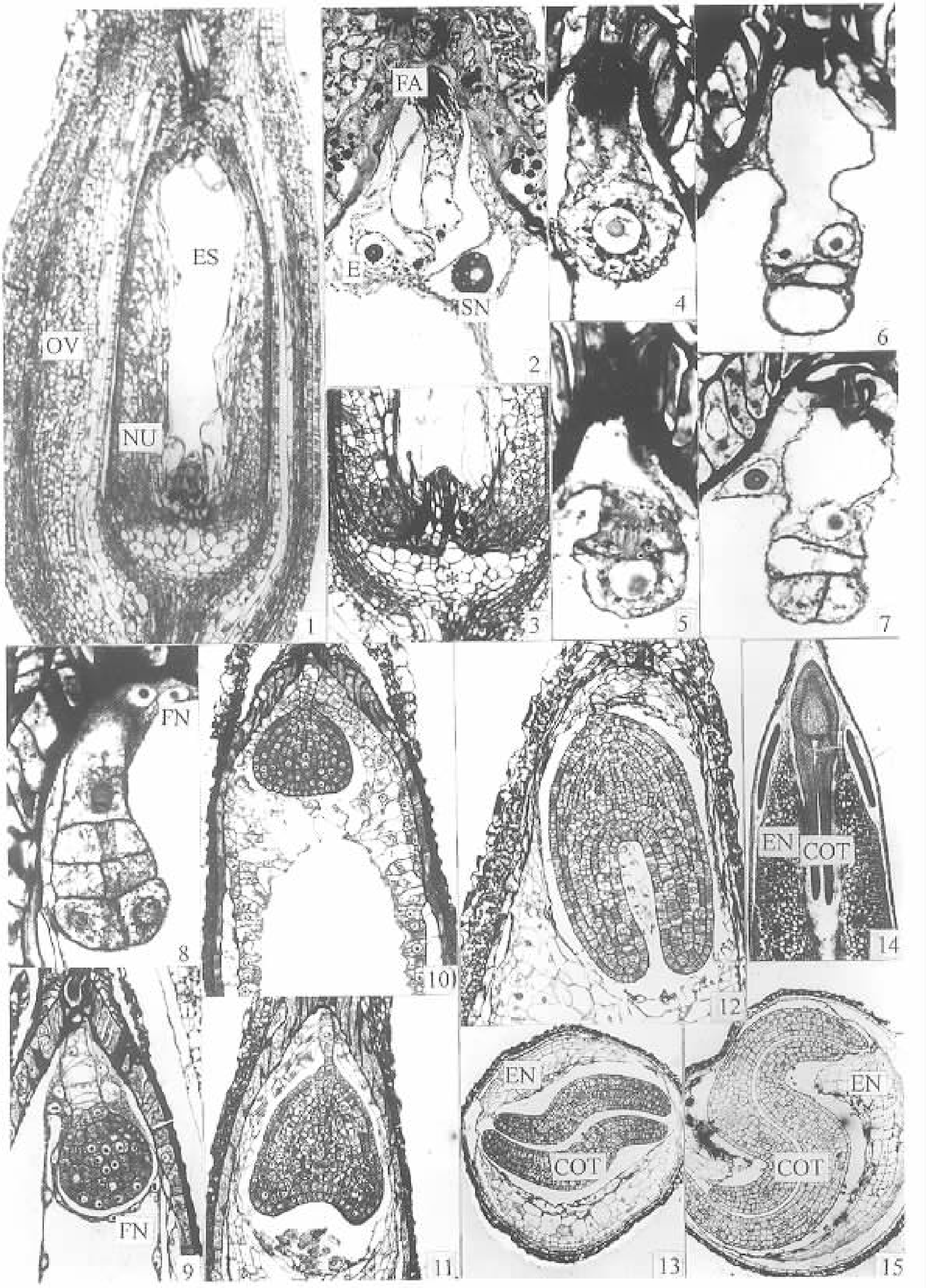
**图版Ⅱ：**16、17、18 **为横切片，其余为纵切片。**16. **开花后** 15 d，**胚根和子叶** . ×140；17. **开花后** 20 d，**子叶** . ×594；18. **开花后** 25 d，**子叶** . ×594；19. **自由生长壁及其分支（↑）** . ×675；20. **自由生长壁分支相接形成的初始平周壁（↑）** . ×558；21. **来源于有丝分裂的细胞板形成的初始垂周壁（↑）** . ×650；22. **胚乳核平周分裂的细胞板形成的初始平周壁（↑）** . ×602；23. **心形胚早期，胚囊合点端** . ×132；24. **子叶弯曲胚早期，胚乳吸器** . ×28；25. **图** 24 **的（↑）处放大，示壁内突** . ×701；26. **与胚乳吸器相邻的** 1～2 **层胚乳本体细胞亦有壁内突（↑）** . ×136；27. **开花后** 9 d，**胚乳细胞** . ×140；28. **开花后** 12 d，**胚乳细胞** . ×606；29. **开花后** 15 d，**胚乳细胞** . ×606.

## Explanation of Plates

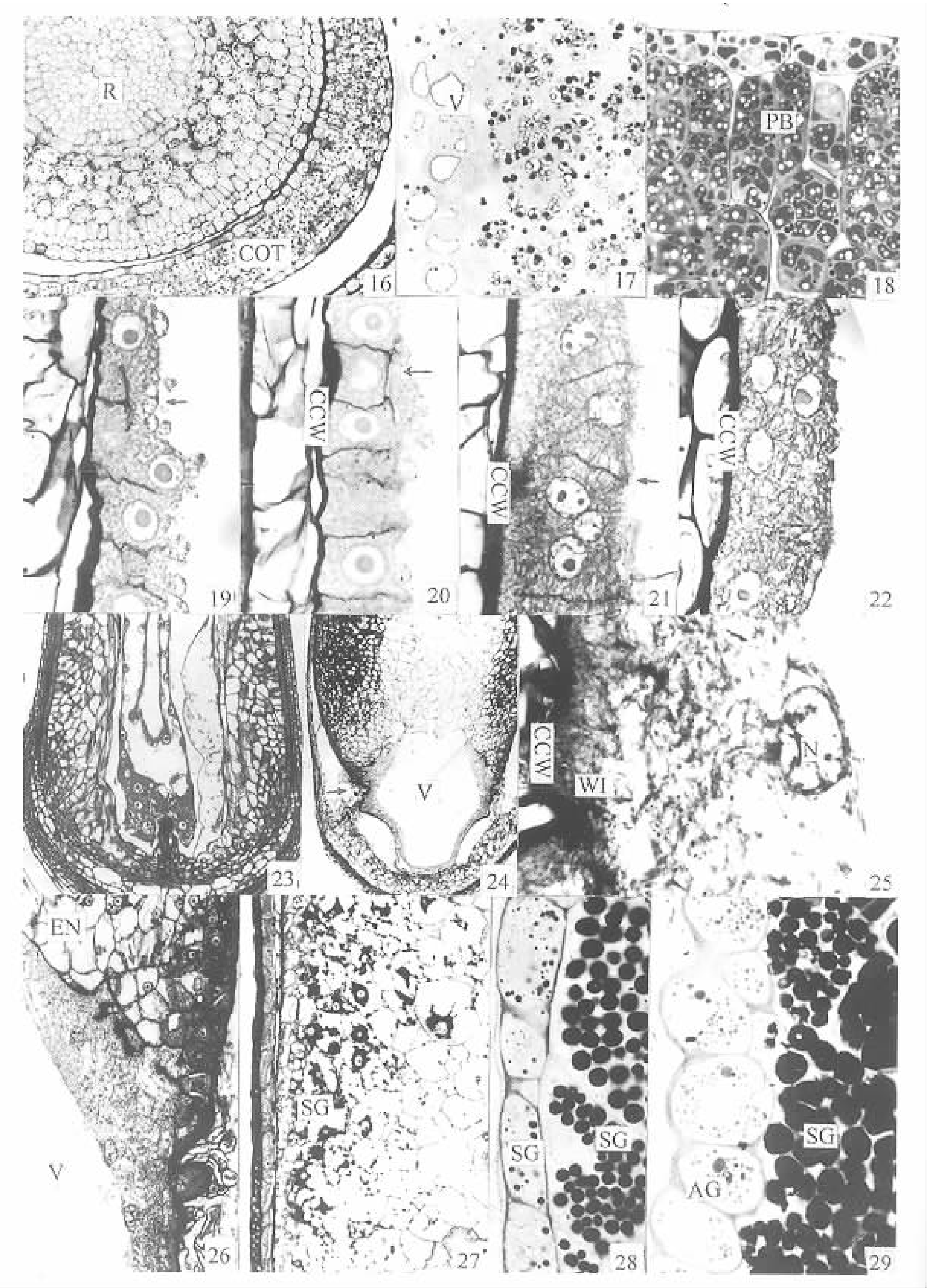
AG：aleurone grain；CCW：central cell wall；COT：cotyledon；E：egg；EN：endosperm；ES：embryo sac；FA：filiform apparatus；FN：free nucleus of endosperm；N：nucleus；NU：nucellus；OV：ovary；PB：protein body；R：radicle；SG：starch grain；SN：secondary nucleus；V：vacuole；WI：wall ingrowth.

**Plate Ⅰ**：Fig.13 and Fig.15 are cross sections，others are longisections. Fig.1. showing mature ovary. ×120；Fig.2. micropylar end of mature embryo sac，egg apparatus and secondary nucleus ×606；Fig.3. chalazal end of mature embryo sac，showing hypostase（*）. ×210；Fig.4. zygote. ×450；Fig.5. twocelled proembryo. ×660；Fig.6. threecelled proembryo. ×670；Fig.7. fourcelled proembryo. ×606；Fig.8. multicelled proembryo. ×320；Fig.9. globular shaped embryo. ×150；Fig.10. the early stage of heart shaped embryo，endosperm is cellular around embryo. ×170；Fig.11. the late stage of heart shaped embryo. ×138；Fig.12. torpdo shaped embryo. ×135；Fig.13. the early stage of cotyledon－curved embryo. ×68；Fig.14. the middle stage of cotyledon－curved embryo. ×21；Fig.15. the late stage of cotyledon－curved embryo. ×71.

**Plate Ⅱ**：Fig.16，17，18 are cross sections，others are longisections. Fig.16. 15DAA，radicle and cotyledon. ×140；Fig.17. 20DAA，cotyledon. ×594；Fig.18. 25DAA，cotyledon. ×594；Fig.19. freely growing walls and its branches（↑）. ×675；Fig.20. initial periclinal walls（↑）. ×558；Fig.21. initial anticlinal walls（↑）. ×650；Fig.22. initial preiclinal wall which come from cell plate of mitosis（↑）. ×602；Fig.23. the chalazal end of embryo sac at the early stage of heart shaped embryo. ×132；Fig.24. the endosperm haustorium. ×28；Fig.25. the part（↑）of fig.24 was magnified，showing the wall ingrowth. ×701；Fig.26. wall ingrowth of endosperm proper cells. ×136；Fig.27. 9DAA，endosperm cells. ×140；Fig.28. 12DAA，endosperm cells. ×606；Fig.29. 15DAA，endosperm cells. ×606.




See explanation at the end of text




See explanation at the end of text